BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 38 — N° 5, 1966, pp. 744-762.

RECHERCHES PRÉLIMINAIRES SUR LES GROUPEMENTS NATURELS CHEZ LES CRUSTACÉS DÉCAPODES BRACHYOURES.
I. Les affinités des genres Aethra, Osachila, Hepatus, Hepatella et Actaeomorpha

Par Danièle GUINOT

Nous nous proposons d'exposer ici de façon préliminaire quelques considérations taxonomiques que nous développerons ultérieurement dans une étude de portée plus générale.

En premier lieu, nous montrerons les affinités qui unissent le genre *Aethra* Leach 1816, et les genres *Osachila* Stimpson, 1871, *Hepatus* Latreille, 1802, et *Hepatella* Smith, 1869, ce qui revient à rapprocher des genres actuellement classés dans des tribus (au sens de Balss) différentes, à savoir apparenter un Brachygnatha Oxyrhyncha à des Oxystomata. A partir de là, plusieurs questions se posent. Si l'on admet que les quatre genres cités doivent bien être réunis dans une même unité taxonomique — à laquelle nous pouvons appliquer pour l'instant soit le nom d'Aethrinae Dana, soit celui d'Hepatinae Stimpson —, s'agit-il de formes appartenant aux Oxyrhyncha ou aux Oxystomata ? Et qu'advient-il des Parthenopidae [1] autres qu'*Aethra* ? Et par ailleurs quels sont les rapports de ces Aethrinae (= Hepatinae) avec les Calappidae, notamment avec le genre *Matuta* Weber ?

En second lieu, nous considérerons le genre *Actaeomorpha* Miers, 1878, actuellement rangé dans les Oxystomata Leucosiidae, sous-famille des Ebaliinae, mais qui, selon nous, devrait être rapproché des genres mentionnés ci-dessus. Ce transfert d'*Actaeomorpha* n'implique nullement l'existence de rapports plus étroits entre le groupe nouvellement constitué (notamment les *Hepatus*) et les Leucosiidae. En effet, il y a eu jusqu'à présent une erreur d'interprétation du genre de Miers : la plupart des « *Actaeomorpha* » qui ont été déterminées et décrites par les carcinologistes n'appartiennent pas au même genre que l'espèce-type, *A. erosa*

1. Nous n'aborderons pas ici la question des Eumedoninae. En fait, par Parthenopidae nous entendons seulement Parthenopinae.

Miers. Et ces « *Actaeomorpha* », telles que *A. morum* Alcock, *A. aglypha* Laurie, etc., sont bien des Leucosiidae, plus précisément des Ebaliinae, voisins d'*Oreophorus* Rüppell. Par contre, *A. erosa* Miers, ainsi que deux autres espèces seulement connues par leur description originale, ne correspondent point à la diagnose des Leucosiidae : elles doivent prendre place aux côtés d'*Aethra*, d'*Osachila*, d'*Hepatus* et d'*Hepatella*.

Notre exposé comprendra plusieurs parties : tout d'abord une étude des cinq genres considérés, puis un examen comparatif de leurs caractères morphologiques, et enfin une discussion sur les affinités de ces diverses formes accompagnée de quelques remarques sur d'autres genres de Brachyoures encore énigmatiques [1].

Genre **Aethra** Leach, 1816

(Fig. 1, 5, 11, 25, 28, 38-40)

Aethra Leach, *in* Latreille, 1816, p. 602.

Oethra [2] Latreille, *in* Cuvier, 1817, vol. 3, p. 24.

Aethra [2], Latreille, *in* Cuvier, 1817, vol. 4, p. 174.

Oethra, Lamarck, 1818, p. 264 ; H. Milne Edwards, 1834, p. 370 ; Alcock, 1895, p. 284 ; Flipse, 1930, pp. 20, 81.

Aethra, Rathbun, 1925, p. 467 ; Garth, 1958, p. 467.

Espèce-type. — L'espèce indo-pacifique *Cancer scruposus* Linné, 1764 est l'espèce-type du genre *Aethra* Leach par monotypie.

Historique. Position taxonomique du genre. — Le genre *Aethra* Leach (*in* Latreille, *Nouv. Dict. Hist. Nat.*, vol. 4, 1816, p. 602) a été très diversement considéré par les carcinologistes, en particulier par les premiers descripteurs qui furent frappés par ses formes singulières rappelant à la fois les Calappes et les Parthénopes et qui généralement en firent le type d'un groupe distinct.

Latreille (*in* Cuvier, Règne Animal, vol. 3, p. 24 ; vol. 4, p. 174) place les *Aethra* avec les Calappes dans sa section des Cryptopodes, en remarquant leurs analogies d'une part avec sa section des Arqués (c'est-à-dire les Matutes, les Hépates, etc.) et d'autre part avec la section des Triangulaires, à savoir les Parthénopes. Il est vrai que le genre *Aethra* de Latreille comprenait les *Aethra* actuelles (« à test en ovale transversal ») mais aussi les futurcs *Cryptopodia* H. Milne Edwards, 1834 (à test « en forme de triangle court, fort large, dilaté et arrondi latéralement »).

Au sujet de *Cryptopodia*, H. Milne Edwards (1834, pp. 360-361) écrit : « Ce genre singulier établit, sous quelques rapports, le passage des Lambres aux Oethres... Aussi Fabricius plaçait-il ces Crustacés parmi ses Parthénopes ; Lamarck en a fait des Oethres, et Bosc, par un double

1. Les dessins sont l'œuvre de M. M. Gaillard, les photographies celle de M. Gordon.
2. Latreille a d'abord cité l'espèce avec l'orthographe *Oethra* puis l'a rectifiée en *Aethra*, l'étymologie étant αἴθρα = éther.

emploi, les a rangés en même temps parmi les Calappes et parmi les Maïas ». Pour sa part, H. Milne Edwards range *Cryptopodia* dans la famille des Oxyrhynques parmi les Crabes de la tribu des Parthénopiens qui établirait le passage entre les Maiens et les Cyclométopes. Quant au genre *Aethra* (*ibid.*, pp. 369-371), il le place chez les Cyclométopes dans la tribu des Cancériens qui réunit les Crabes à pattes postérieures semblables aux précédentes, donc non natatoires, et qui se divise en trois groupes : les Cancériens Cryptopodes qui ont pour type et comme unique représentant le genre *Aethra* ; les Cancériens Arqués ayant pour types les « Crabes » ; et les Cancériens Quadrilatères ayant pour type *Eriphia*. H. Milne Edwards reconnaît bien les affinités d'*Aethra* d'une part avec ses *Cryptopodia* et d'autre part avec les Calappes « dont la place naturelle est dans la famille des Oxistomes », mais il les considère davantage comme formant le passage entre les Parthénopiens et ses Cancériens et, somme toute, les rapproche de nos actuels Xanthidae (*ibid.*, p. 369).

Dana (1852, p. 228) ne conservera pas la famille des Cancériens telle qu'elle avait été établie par Milne Edwards puisqu'il la remplace par deux divisions d'égale valeur, Cancridae et Eriphidae. Néanmoins, cela ne modifie guère la position du genre *Aethra* : les Aethrinae prennent place dans les Eriphidae aux côtés des Oziinae, Actumninae et Eriphinae.

Dans sa monographie des Crustacés fossiles de la famille des Cancériens, A. Milne Edwards (1862, pp. 171-173), qui conserve à cette famille les limites que son illustre parent lui avaient données, considère chez les Cancériens cinq agèles principales (Carpilides, Cancérides, Xanthides, Eriphides et Trapézides) et deux agèles de transition, à savoir les Aethrides, qui relient le type cancérien aux Oxyrhynques, et les Galénides. Par contre, plus tard, dans ses « Études sur les Crustacés Podophthalmaires de la région mexicaine » (1878, pp. 170-171), il se ralliera à l'opinion de de Haan (1839, pp. 77, 81), de Stimpson (1857, p. 221) et de Smith (1869 *a*, p. 120 ; 1869 *b*, p. 230) et replacera le genre *Aethra* aux côtés des Parthénopes, notamment des *Cryptopodia*.

Par la suite, tous les carcinologistes laisseront le genre *Aethra* dans les Parthenopidae. C'est Miers (1879, pp. 635-636, 667-669) qui posera le problème sur un plan plus général : celui des affinités unissant les Oxyrhyncha, et plus spécialement les Parthenopinae, aux Oxystomata. Nous reprenons brièvement ici les arguments de Miers qui tendent à montrer que les Parthenopidae ne sont pas de vrais Oxyrhyncha mais qu'ils constituent plutôt un groupe offrant des caractères communs avec ces derniers et aussi avec les Oxystomata et les Cancroidea. Les Oxyrhyncha et les Oxystomata ont en commun l'étroitesse de la région frontale et la concentration des organes des sens, et ils se séparent par la conformation de la cavité buccale et du dispositif respiratoire, en particulier la position des canaux efférents. Il convient de rappeler à ce propos que peu auparavant, dans son système de classification basé principalement sur la structure de l'article basal antennaire, Strahl (1861-1862*a*, pp. 715-717 ; 1861-1862*b*, p. 1006) avait séparé les Parthenopidae des Oxyrhyncha pour les rattacher aux Calappidae et aux Matutidae, eux-mêmes éloignés des autres Oxystomata. Or, à cet égard — remarque Miers —, l'existence

de formes comme *Mesorhoea*, genre proche de *Solenolambrus* découvert par Stimpson en 1871 (pp. 135, 136), est un exemple de la tendance des Parthenopidae vers le type oxystomien : en effet, on y voit les canaux efférents, différenciés, s'ouvrir au milieu de l'endostome et non sur les côtés, ainsi qu'un septum médian endostomien développé et se soulevant entièrement en un rebord laminiforme profondément échancré en son milieu au niveau des orifices efférents ; le mérus des maxillipèdes externes forme en avant et à l'angle interne une étroite avancée, et le palpe se trouve complètement caché. Miers ne va pas aussi loin que Strahl. Bien sûr, il admet que les Parthenopidae présentent des analogies certaines avec les Oxystomata, notamment par la structure de l'endostome et des pièces buccales en même temps que par la forme en bouclier de la carapace et la position des chélipèdes en étroite coaptation avec le corps (par exemple chez *Aethra*). Mais par ailleurs, eu égard aux caractères de la disposition des antennules et de la conformation de l'article basal antennaire, les Parthenopidae occuperaient, selon Miers (*ibid.*, pp. 635-636, 641-642), une place intermédiaire entre les autres Oxyrhyncha (auxquels ils seraient reliés par *Inachus* et *Inachoides*) et certains Cancroidea comme *Pilumnus* et *Trapezia*. En 1886 (pp. 106, 107), Miers indique à nouveau que la place d'*Aethra* est parmi les Parthenopidae au voisinage de *Cryptopodia*.

C'est à partir de cette époque que quelques auteurs adoptent un nouveau point de vue : ainsi, pour Ortmann (1893, pp. 412-419 ; 1896, pp. 443-444), suivi par Adensamer (1898, p. 611), par Doflein (1904, p. 87) et par Pesta (1912, p. 93), les Parthenopidae doivent être exclus des Oxyrhyncha et rattachés aux Cyclometopa.

Par contre, Alcock (1895, pp. 159, 284-286 ; 1898, pp. 68, 69) reprend les idées des anciens auteurs et admet les Parthenopidae — et avec eux *Aethra* — dans les Oxyrhyncha. Ce sera la classification adoptée par Rathbun (1925, pp. 550-552), par Flipse (1930) qui, dans son étude sur les Parthenopidae de la Siboga, rejette l'hypothèse de leurs relations avec les Oxystomata, par Balss (1957, pp. 1617-1618, 1629-1631), par Garth (1958, pp. 432-434, 467-470), etc.

En conclusion, si les premiers carcinologistes se sont beaucoup interrogés sur la position du genre *Aethra*, depuis le début de notre siècle, on estime sans discussion qu'il appartient aux Oxyrhyncha et plus précisément aux Parthenopidae.

Nous expliquerons plus loin pourquoi *Aethra*, bien que brachygnate, nous semble inséparable du groupe de genres d'Oxystomata constituant les Hepatinae, et comment il est relié aux représentants les plus typiques de ceux-ci (*Osachila tuberosa*, *Hepatus*) par des formes telles qu'*Osachila stimpsoni*.

Les caractéristiques morphologiques d'*Aethra* sont analysées ci-après dans l'étude comparative des divers genres. Nous en figurons ici les faces dorsale (fig. 1) et ventrale (fig. 25) de la carapace, la région fronto-buccale (fig. 5), le dispositif respiratoire (fig. 11), le plastron sternal avec l'abdomen (fig. 28), les pléopodes sexuels mâles (fig. 38 : pl 1 d'*Aethra scutata* ; fig. 39 et 40 : pl 1 et pl 2 d'*A. scruposa*).

Les espèces du genre. — Le genre *Aethra* compte trois espèces :

Aethra scruposa (Linné, 1764), espèce indo-pacifique (cf. Alcock, 1895, p. 285 ; Sakai, 1938, p. 344, pl. 40, fig. 3).

A. scutata Smith, 1869, de la Californie à Mazatlan et à l'Equateur et aux Galapagos (cf. Garth, 1946, p. 415, pl. 70, fig. 1, 2 ; 1958, p. 468, pl. Z3, fig. 12, 12 a, pl. 53). Est souvent considérée comme une sous-espèce de l'espèce de Linné.

A. edentata Edmondson, 1951 (p. 214, fig. 19 a-g, 20 a-b), des îles Hawaï. Cette espèce, proche d'*A. scruposa*, en diffère en particulier par l'absence de dents sur le bord inférieur de la pince.

Genre **Osachila** Stimpson, 1871

(Fig. 2, 3, 6, 7, 12-15, 16, 17, 26, 27, 29, 31, 32-35)

Osachila Stimpson, 1871, p. 154 ; Miers, 1886, p. 294 ; Stebbing, 1893, p. 126 ; Faxon, 1895, p. 32 ; Alcock, 1896, p. 138 ; Studer, 1898, p. 4 ; Ihle, 1918, p. 178 ; Rathbun, 1937, p. 248 ; Monod, 1956, p. 623 ; Heming, 1958, p. 17 ; Sakai, 1963, p. 222 ; 1965, p. 57.

Espèce-type. — *Osachila tuberosa* Stimpson, 1871.

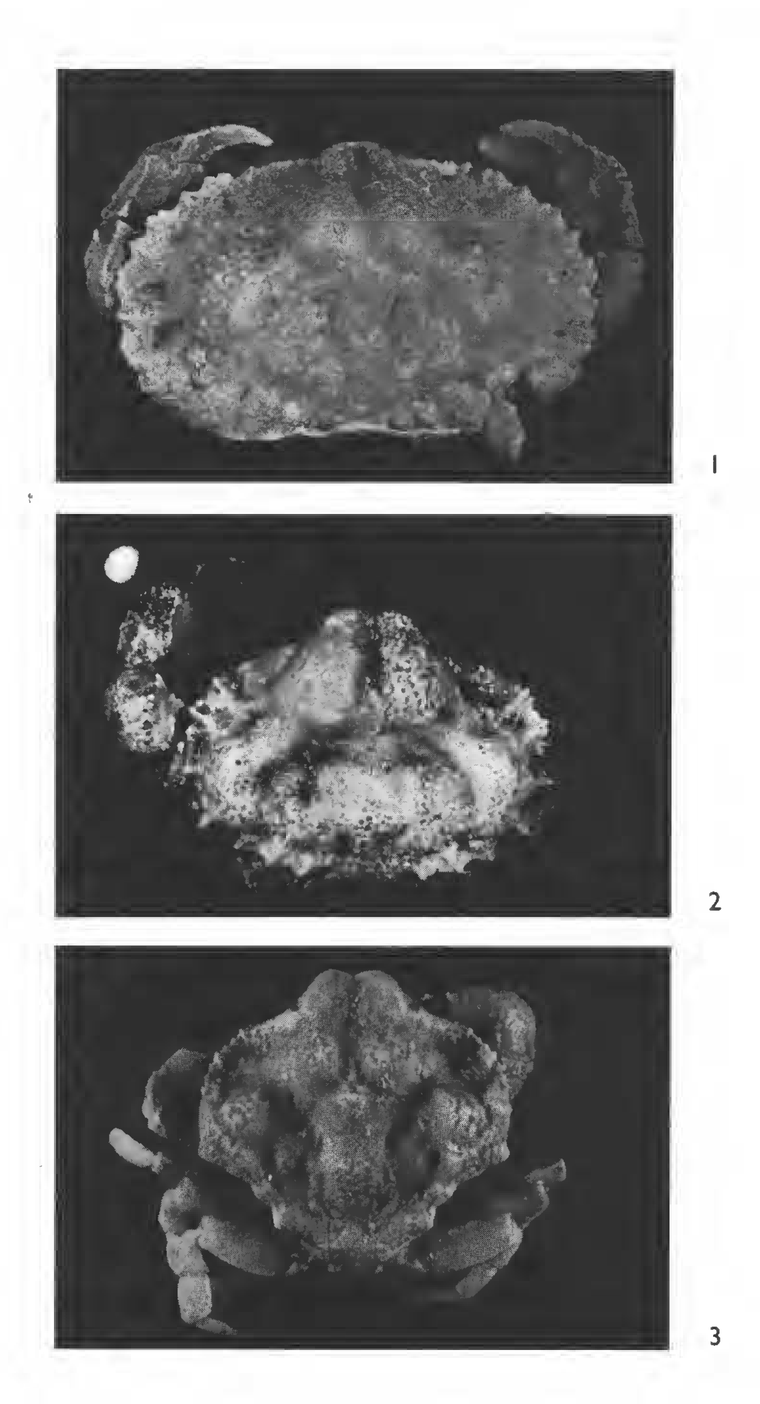
Historique. — Stimpson (1871, p. 154) a créé *Osachila* pour une espèce, *O. tuberosa*, trouvée dans le Gulf Stream dans le Détroit de Floride. Considérant ce nouveau genre comme apparenté à *Hepatus*, il en conclut que la place d'*Osachila* est, aux côtés de ce dernier, dans la famille des Matutidae, sous-famille Hepatinae. Miers (1886, p. 294) suit Stimpson et associe dans les Hepatinae (qu'il distingue des Matutinae) les trois genres : *Hepatus*, *Osachila* et *Actaeomorpha*. Stebbing (1893, p. 127) les oppose tous trois, dans les Matutidae, à *Matuta* et indique les affinités unissant *Osachila* et *Actaeomorpha* [1]. De même, Faxon (1895, p. 32) compare et réunit *Hepatus*, *Osachila* et *Actaeomorpha*. A l'intérieur des Calappidae, Alcock (1896, p. 138) divise les Matutinae en deux alliances : les Matutoida avec *Matuta* et les Hepatoida avec *Hepatus* et *Osachila*. Ihle (1918, p. 178) et les auteurs récents (Garth, 1946, p. 364 ; Balss, 1957, p. 1612) adoptent la même classification, c'est-à-dire rangent *Osachila* avec *Hepatus*

Fig. 1. — *Aethra scutata* Smith, ♂ 86 × 135 mm, Golfe de Californie, L. Diguet coll., Bouvier. det.

Fig. 2. — *Osachila stimpsoni* Studer, ♂ 22 × 30 mm, Sénégambie, « Calypso » coll., Forest et Guinot det.

Fig. 3. — *Osachila tuberosa* Stimpson, ♂ 15,5 × 17 mm, « off E. coast of Florida, Silver Bay Exp. » (Mus. Leiden).

1. Stebbing écrit : « *Osachila* and *Actaeomorpha* are, according to the author of the latter genus [c'est-à-dire Miers] perhaps identical ». En effet, non à propos d'*Osachila* mais sous *Lithadia*, Miers (1886, p. 318) émet l'hypothèse de l'identité d'*Actaeomorpha* avec *Osachila*.


1
2
3

à proximité de *Matuta*, mais ne mentionnent plus *Actaeomorpha* (cf. *infra*). SAKAI (1965, p. 57) inclut *Osachila* dans les Calappinae et non dans les Matutinae.

LES ESPÈCES DU GENRE. REMARQUES TAXONOMIQUES. — Le genre *Osachila* compte actuellement 11 espèces, vivant pour la plupart sur les côtes américaines atlantique et pacifique ; une espèce est connue de l'Atlantique africain et, récemment, le genre a été pour la première fois signalé de l'Indo-Pacifique, au Japon.

Nous n'avons examiné que deux espèces d'*Osachila* : l'espèce-type ouest-atlantique *O. tuberosa* [1] Stimpson, 1871, connue de la Caroline du Nord à la Floride (cf. RATHBUN, 1937, p. 250, pl. 77, fig. 3 ; WILLIAMS, 1965, p. 159, fig. 141) ; et l'espèce ouest-africaine *O. stimpsoni* Studer, 1883, de l'île Ascension et de la Sénégambie (cf. MONOD, 1956, pp. 100, 623, fig. 874-876 ; FOREST et GUINOT, 1966, p. 51). Les deux espèces diffèrent par d'importants caractères — que l'on pourrait même considérer comme dépassant le rang spécifique —, en particulier par la structure du cadre buccal et des appendices buccaux.

Chez l'espèce américaine *O. tuberosa*, le cadre buccal (fig. 7), triangulaire, allongé et rétréci vers l'avant, se termine en un sommet étroit près du front : c'est une forme typiquement « oxystome », comme *Hepatus*, avec le très caractéristique redressement de la partie antéro-ventrale de la carapace d'où une orientation frontale de toute la région buccale antérieure (fig. 27). Les mxp3 ont une forme de triangle allongé, avec le mérus rétréci à l'extrémité antérieure. Les deux orifices efférents s'ouvrent côte à côte, de part et d'autre de la crête endostomienne, les gouttières respiratoires ayant pour toit l'endopodite des mxp1 occupant tout l'espace buccal antérieur (fig. 15).

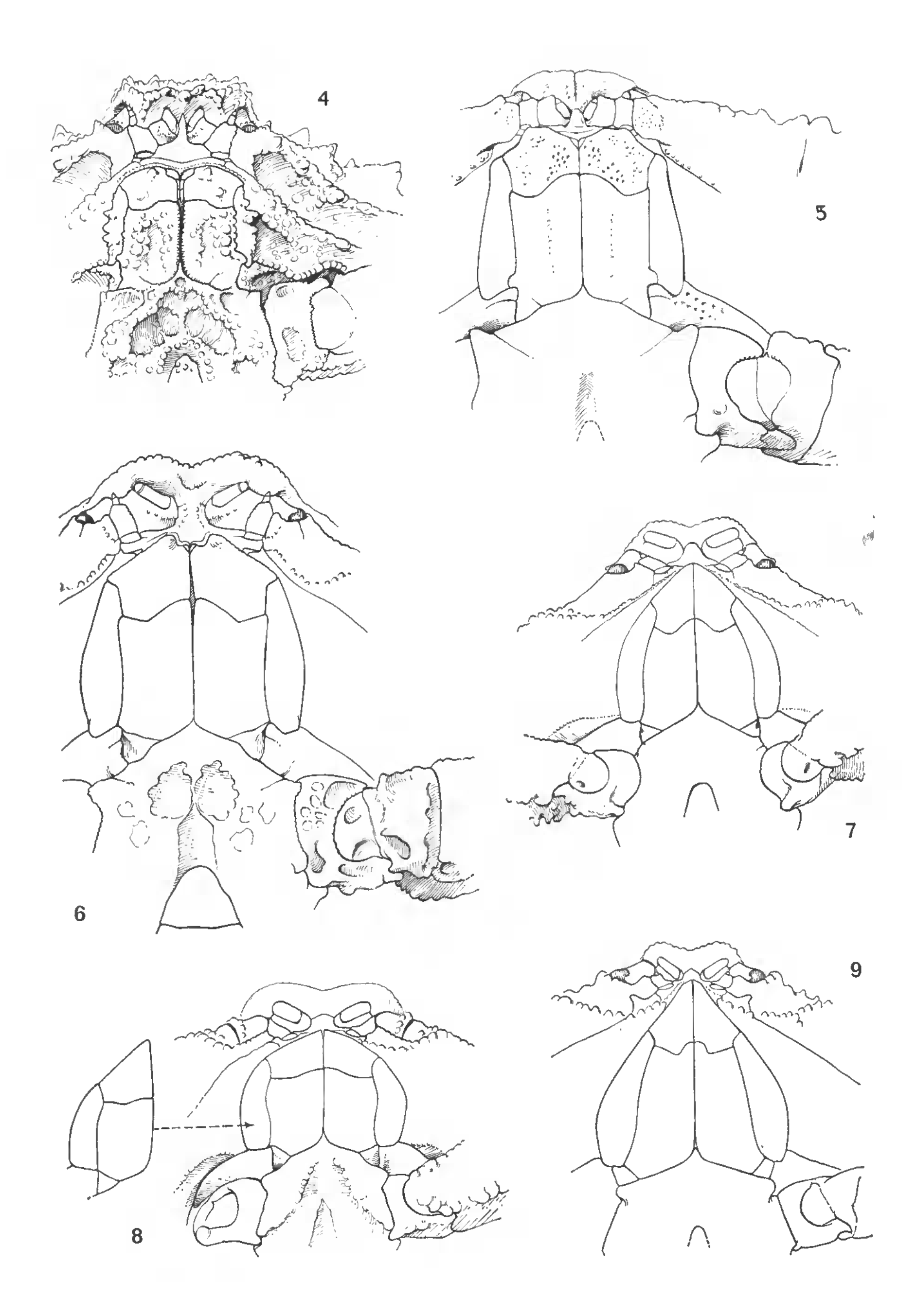
Chez l'espèce africaine *O. stimpsoni*, il y a seulement une ébauche de redressement antéro-ventral de la carapace : toute la région buccale est donc pratiquement sur le même plan (fig. 26). De plus, le cadre buccal (fig. 6) n'est pas aussi allongé et ne se termine pas en un sommet étroit, rétréci ; son bord antérieur est tronqué et s'échancre au niveau de la sortie

---

FIG. 4-9. — Région antéro-ventrale de la carapace.

4. *Thyrolambrus cariei* (Bouvier), ♂ type 16 × 21,7 mm, île Maurice, CARIÉ coll., BOUVIER det. (× 3,4).
5. *Aethra scutata* Smith, ♂ 86 × 135 mm, Golfe de Californie, L. DIGUET coll., BOUVIER det. (× 0,9).
6. *Osachila stimpsoni* Studer, ♂ 22 × 30 mm, Sénégambie, « Calypso » coll., FOREST et GUINOT det. (× 3,4).
7. *O. tuberosa* Stimpson, ♂ 15,5 × 17 mm, « off E. coast of Florida, Silver Bay Exp. » (× 3,4).
8. *Actaeomorpha erosa* Miers, ♂ 6 × 7,2 mm, Maurice, CARIÉ coll., BOUVIER det. (× 7,7).
9. *Hepatus pudibundus* (Herbst), ♂ 23 × 33 mm, Guyane française, DURAND coll., GUINOT det. (x 2,3).

1. Nous remercions le Dr. L. B. HOLTHUIS du *Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden*, qui nous a communiqué un spécimen mâle de cette espèce.


4
5
6
7
8
9

des canaux efférents. Les mxp3 sont plus larges et, en comparaison d'*O. tuberosa*, le mérus est relativement encore moins long que l'ischion ; le bord antérieur du mérus n'est pas terminé en pointe comme chez *O. tuberosa* mais se divise en deux parties, « avec un angle interne venant s'encastrer dans la voussure paramédiane du cadre buccal et avec un lobe étiré-tronqué en gouttière, venant s'appliquer sur le sinus latéral (orifice exhalant) du cadre buccal » (cf. Monod, 1956, p. 627). Une fraction du palpe est visible à l'angle externe. Les orifices efférents ne sont pas contigus : en effet, les gouttières respiratoires ayant pour toit l'endopodite des mxp1 n'occupent qu'une fraction de l'espace buccal et sont limitées par les fortes crêtes endostomiennes (fig. 14).

Parmi les autres différences séparant *O. stimpsoni* et *O. tuberosa* signalons les antennes en position presque longitudinale chez *O. stimpsoni* (fig. 6), oblique chez *O. tuberosa* (fig. 7). De plus, chez *O. tuberosa*, le chélipède montre une soudure du basis-ischion avec le mérus et offre une conformation analogue à celle d'*Hepatus*. Par contre, chez *O. stimpsoni*, le basis-ischion et le mérus du chélipède forment deux articles distincts séparés par une suture nette, à articulation toutefois ankylosée. Mentionnons enfin que chez *O. stimpsoni* (fig. 2) la carapace est large et forme un bouclier recouvrant en grande partie les pattes ambulatoires. Chez *O. tuberosa* (fig. 3, 17) la région postéro-latérale de la carapace est étroite.

Sans nous étendre plus avant sur les différences, nous examinerons brièvement le cas des autres *Osachila*. Nous basant seulement sur les descriptions et les figures des auteurs et ne disposant pas d'indications suffisantes, en particulier sur la région buccale, nous ne pouvons regarder ces remarques que comme des hypothèses.

Dans le même groupe d'espèces ayant pour type *O. tuberosa* nous rangeons tout d'abord les deux autres *Osachila* ouest-atlantiques, *O. antillensis* Rathbun, 1916 (cf. Rathbun, 1937, p. 251, pl. 77, fig. 2) et *O. semilevis* Rathbun, 1916 (cf. Rathbun, 1937, p. 251, pl. 77, fig. 1 ; Williams, 1965, p. 159, fig. 142), et également des espèces de la côte pacifique américaine : *O. levis* Rathbun, 1898 (cf. Garth, 1946, p. 365, pl. 62, fig. 5) et *O. acuta* Stimpson. 1871 (cf. Rathbun, 1937, p. 257, pl. 79, fig. 1, 2) à apparence d'*Hepatella*. *Osachila sona* Garth, 1940 (p. 56, pl. 12, fig. 1-4) offre une carapace analogue à celle d'*O. stimpsoni* et un mxp3 à extrémité antérieure rappelant plus *O. stimpsoni* qu'*O. tuberosa*. D'après les figures de Garth (1946, p. 364, pl. 52, fig. 1-7) pour *O. galapagensis*, le mxp3 de cette espèce serait plus proche de la conformation d'*O. tuberosa* que de celle d'*O. stimpsoni* et d'*O. sona*. Il en serait de même pour *A. lata* Faxon, 1893 (cf. Faxon, 1895, p. 32, pl. 5, fig. 2-2 b ; Rathbun, 1937, p. 257, fig. 45, pl. 78, fig. 1, 2).

En résumé, il y aurait dans les *Osachila* américaines : 1) une forme oxystomienne typique : avec *O. tuberosa*, *O. antillensis*, etc. ; 2) une forme oxystomienne moins typique, soit intermédiaire entre *O. stimpsoni* et *O. tuberosa*, soit analogue à *O. stimpsoni* : avec *O. sona* ; 3) et peut-être une forme ou plusieurs formes s'intercalant entre les deux précédentes : avec *O. galapagensis*, si cette espèce ne rentre dans aucune des deux catégories précédemment mentionnées. Il faudrait donc revoir toutes les

Osachila américaines et mettre en évidence s'il existe vraiment une forme analogue à *O. stimpsoni* et des formes de passage arrivant à *O. tuberosa.*

Quant aux deux seules *Osachila* indo-pacifiques, décrites du Japon, elles présentent comme *O. stimpsoni* des caractères oxystomiens imparfaits. *O. imperialis* Sakai (1963, p. 223, fig. 5 a-d ; 1965, p. 58, pl. 23, fig. 3) offre une région buccale très peu différenciée dans le sens oxystome, c'est-à-dire que le bord antérieur du cadre buccal est subtronqué, sinueux. Le mérus de mxp3 (fig. 13) est plus court que l'ischion et son bord antérieur est obscurément divisé en deux parties : une partie externe un peu soulevée, plus ou moins bifide qui, avec l'échancrure correspondante du cadre buccal, forme l'orifice efférent ; une partie interne, courte et plutôt transversale, qui s'applique contre le cadre buccal entre les deux canaux efférents. En fait, cette disposition rappelle davantage ce qui se trouve dans le genre *Aethra* (fig. 5) que chez *Osachila stimpsoni* (fig. 6). L'autre espèce japonaise, *O. japonica* Sakai (1963, p. 225, fig. 5 e-h ; 1965, p. 59, pl. 23, fig. 4), montre un allongement et un étirement de la partie antéro-interne du mérus de mxp3 (fig. 12) comme chez *O. stimpsoni.* Quant à la forme de la carapace et à l'ornementation, *O. japonica* (fig. 16) rappelle beaucoup *O. stimpsoni* (fig. 2) et également le genre *Aethra* (fig. 1).

Pour simplifier, on peut considérer grosso modo que les *Osachila* américaines disposent d'un appareil respiratoire présentant les mêmes caractéristiques que celui d'*O. tuberosa*, c'est-à-dire perfectionné, parfaitement réalisé dans le sens oxystomien mais avec, semble-t-il, des degrés dans sa différenciation (? cas d'*O. sona*). Les deux *Osachila* japonaises et l'*Osachila* ouest-africaine offrent un système morphologiquement plus simple qui se rattache à la disposition brachygnathe rencontrée chez *Aethra.* L'examen comparé de toutes ces formes permet d'établir une série nous montrant le développement progressif du caractère oxystomien. La série se constitue ainsi en partant de la forme la plus simple :

Aethra | forme brachygnathe
↓
Osachila imperialis }
Osachila japonica } forme « parthénoxystomienne »
Osachila stimpsoni }
↓
Osachila sona
↓ ?
Osachila galapagensis (? et autres) }
↓ ? } forme oxystome
Osachila tuberosa, *O. antillensis*, etc. }

Il faut noter que les *Osachila* les moins développées dans le sens oxystomien ont un habitus d'*Aethra* : élargissement de la carapace en forme de bouclier, profondes découpures des bords latéraux, fortes proéminences de la face dorsale (fig. 2), ornementation de carènes et de tubercules spiniformes sur les appendices thoraciques (fig. 26) ; chélipèdes avec basis-ischion non soudé au mérus (caractère non vérifié chez *O. japonica* ni

O. imperialis) ; forme de la pince avec la main large, creusée en-dessous et avec le doigt fixe épais ; sur le chélipède vers l'extrémité proximale du dactyle, même encoche profonde servant au passage de l'eau respiratoire (celle-ci est moins développée chez *O. tuberosa*) ; plastron sternal (fig. 29) avec une expansion latérale au niveau des p1 ; ornementation érodée-anfractueuse du sternum et de l'abdomen ; etc. Il serait même utile de comparer soigneusement les deux *Osachila* japonaises avec des *Aethra* et de bien indiquer les différences génériques.

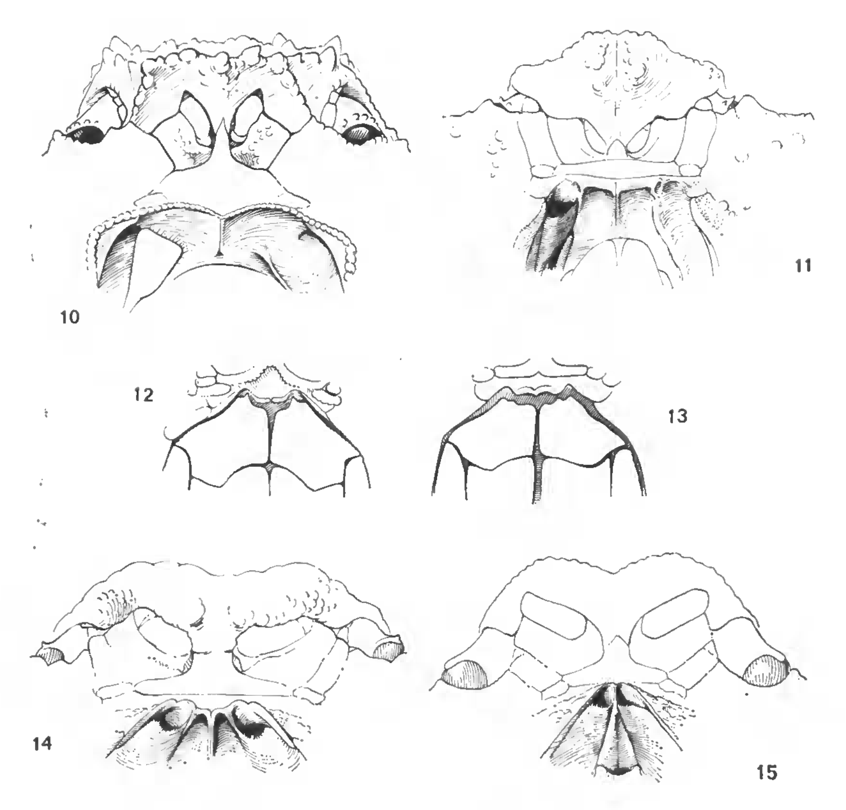


Fig. 10-15. — Dispositif respiratoire (sur les dessins 10, 11, 14 et 15, les mxp3 sont enlevés ce qui laisse apparaître les crêtes endostomiennes et mxp1).

10. *Thyrolambrus cariei* (Bouvier), ♂ type 16 × 21,7 mm, île Maurice (× 6,8).
11. *Aethra scruposa* (Linné), ♂ 67 × 97 mm, Maurice, Bouvier det. (× 1,5).
12. *Osachila japonica* Sakai, holotype (d'après Sakai, 1963, fig. 5f) (× 2).
13. *O. imperialis* Sakai, holotype (d'après Sakai, 1963, fig. 5b) (× 4,5).
14. *O. stimpsoni* Studer, ♂ 22 × 30 mm, Sénégambie, « Calypso » coll. (× 5,4).
15. *O. tuberosa* Stimpson, ♂ 15,5 × 17 mm, « off E. coast of Florida » (× 6,8).

Pour des raisons d'ordre taxonomique, la séparation d'*O. stimpsoni*, *O. japonica* et *O. imperialis* dans un genre ou sous-genre nouveau pourrait se justifier car plusieurs caractères concomitants les distinguent des

autres *Osachila*. Toutefois les caractères de discrimination ne comportant peut-être que des différences de degré, la coupure ainsi opérée risquerait d'être arbitraire. Nous ne ferons ici que les qualifier de formes « parthéno-xystomiennes ». Nous reprendrons ultérieurement cette question lorsque nous disposerons d'indications plus précises sur les *Osachila* américaines et japonaises.

Notons encore qu'un Crabe fossile trouvé en Suisse dans la molasse miocène a été attribué au genre *Osachila* : † *O. tiechei* Studer, 1898 (pp. 1-5, pl. 1, fig. 1-6). Malheureusement il ne semble pas que les caractères constatés permettent d'apprécier de laquelle des deux formes, d'*O. stimpsoni* ou d'*O. tuberosa*, elle se rapproche le plus.

Genre **Hepatus** Latreille, 1802

(Fig. 9, 18, 30)

Hepatus Latreille, 1802-1803, p. 22.
Hepatus, Lamarck, 1818, p. 267.
Hepatulus [1] Fowler, 1912, p. 590.
Hepatus, H. Milne Edwards, 1837, p. 116 ; Ihle, 1918, p. 178 ; Rathbun, 1937, p. 234 ; cf. Holthuis, 1959, p. 173.
Hepatoides [1] Balss, 1957, p. 1612.

Espèce-type. — Le nom générique a été proposé par Latreille en 1802-1803 avec pour espèce-type *Calappa angustata* Fabricius, 1798. D'après la synonymie, l'espèce type d'*Hepatus* est donc *H. pudibundus* (Herbst, 1785) [= *H. princeps* (Herbst, 1794)].

Position taxonomique du genre. — Le genre *Hepatus* n'a guère posé de problèmes aux carcinologistes : on le considère comme un Oxystomata se rattachant au groupe des Calappes. Pour plusieurs auteurs il constitue le type d'un petit groupe de genres réunis, soit en une sous-famille (les Hepatinae Stimpson, 1871), soit en une alliance (les Hepatoida Alcock, 1896), et dont le plus proche parent est l'unité taxonomique composée du seul genre *Matuta* (Matutinae Miers, 1886, ou Matutoida Alcock, 1896). Ou plus simplement — et selon les niveaux systématiques adoptés — il entre, au même rang que *Matuta*, ou dans les Matutoidea de Haan, 1841, ou dans les Matutidae Dana, 1852, ou encore dans les Matutinae.

Comme tous les auteurs, Ihle (1918, p. 178) compare *Hepatus* et *Matuta*, réunis dans les Matutinae où entre également *Osachila*. Il constate qu'à maints égards *Hepatus* serait plus primitif que *Matuta* et plus proche d'*Osachila*, genre plus primitif encore.

1. Substitués à *Hepatus* Latreille, 1802-1803, nom pré-occupé par *Hepatus* Gronovius, 1763 et également par *Hepatus* A. F. Röse, 1793, tous deux proposés pour des genres de Poissons. Mais ni le travail de Gronovius ni celui de Röse n'est binominal ce qui entraîne sur le plan de la nomenclature la non-validité des noms employés (cf. Holthuis, 1959, p. 173).

Nous renvoyons à Ihle (*ibid.*) pour la description et la discussion sur les affinités de *Matuta* et d'*Hepatus*.

Nous figurons ici la région antéro-ventrale de la carapace (fig. 9), la face dorsale (fig. 18) et le plastron sternal avec l'abdomen (fig. 30) d'*Hepatus pudibundus* (Herbst).

Les espèces du genre. — *Hepatus* ne compte que des espèces américaines

1) atlantiques :

Hepatus pudibundus (Herbst, 1785), de la côte est-américaine de la Géorgie au Brésil (cf. Holthuis, 1959, p. 167, fig. 36-37, 38 a, b ; Williams, 1965, p. 157, fig. 138-139). Les deux mentions de cette espèce (sous le nom d'*Hepatus princeps*) dans l'Atlantique oriental, à savoir sur la côte ouest-africaine (« Guinea ») par Rathbun (1900, p. 297 ; 1937,

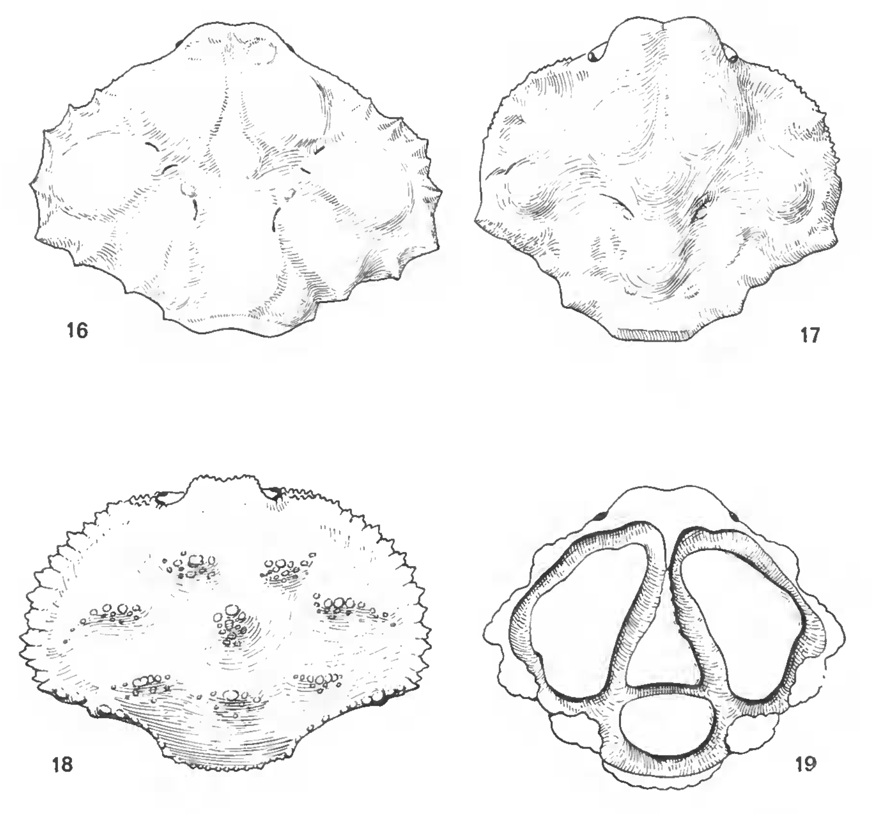


Fig. 16. — *Osachila japonica* Sakai, ♀ holotype 39 × 51 mm (d'après Sakai, 1963, fig. 5 e).
Fig. 17. — *Osachila tuberosa* Stimpson, ♂ 15,5 × 17 mm, « off E. coast of Florida, Silver Bay Exp. ».
Fig. 18. — *Hepatus pudibundus* (Herbst), ♂ 23 × 33 mm, Guyane française, Guinot det.
Fig. 19. — « *Actaeomorpha* » *morum* Alcock (d'après Serène, 1954, fig. 1).

p. 237) et au Cap (Herklots, 1861, p. 21), sont incertaines et il faut considérer l'espèce comme limitée aux côtes occidentales de l'Atlantique (cf. MONOD, 1956, p. 115).

H. epheliticus (Linné, 1763), de la baie de Chesapeake au Texas et au Mexique et des Antilles (cf. RATHBUN, 1937, p. 238, pl. 70, fig. 3-4, pl. 71, fig. 1-4 ; WILLIAMS, 1965, p. 158, fig. 140). Le développement larvaire a été étudié par COSTLOW et BOOKHOUT (1962).

H. scaber Holthuis, 1959 (p. 174, fig. 38 c, d, 39, 40), de Suriname.

H. gronovii Holthuis, 1959 (p. 178, fig. 41-43), de Guyane Française.

2) pacifiques :

Hepatus kossmanni Neumann, 1878, du Mexique à l'Equateur (cf. RATHBUN, 1937, p. 239, pl. 72, fig. 3-4 ; GARTH, 1948, p. 20).

H. chiliensis H. Milne Edwards, 1837, de l'Equateur au Chili (cf. RATHBUN, 1937, p. 244, pl. 72, fig. 1, 2, pl. 73, fig. 1-5 ; GARTH, 1957, p. 17).

H. lineatus Rathbun, 1898, du Mexique et du Pérou (cf. RATHBUN, 1937, p. 246, fig. 44, pl. 74, fig. 1-2, pl. 75, fig. 1, 2).

Genre **Hepatella** Smith, 1869

Hepatella Smith, *in* Verrill, 1869, p. 250 ; Rathbun, 1937, p. 247.

ESPÈCE-TYPE. — *Hepatella amica* Smith, 1869.

REMARQUES. — Ce genre, étroitement apparenté à *Hepatus*, se distingue de ce dernier par les proportions de la carapace qui est plus allongée, subrectangulaire et avec la région faciale saillante ; il n'y a pas de dépression au-dessous de l'orbite ; la face dorsale est plus inégale.

Hepatella comporte deux espèces, toutes deux de la côte pacifique américaine : *H. amica* Smith, 1869 (cf. RATHBUN, 1937, p. 247, pl. 76, fig. 1, 2) du Mexique à l'Équateur ; et *H. peruviana* Rathbun, 1933 (cf. RATHBUN, 1937, p. 248), de Panama au Pérou.

Nous n'avons pas examiné de représentants du genre *Hepatella*. Au vu des figures, le genre offre plus un habitus d'*Osachila* par la forme de sa carapace et les proéminences de sa face dorsale (comparer par exemple *Hepatella peruviana* à *Osachila acuta*). L'appareil respiratoire paraît être du type oxystome parfaitement réalisé comme chez *Hepatus* ou *Osachila tuberosa*.

Genre **Actæomorpha** Miers, 1878

(Fig. 8, 20-22, 41)

Actaeomorpha Miers, 1878, pp. 184-185 ; 1886, pp. 294, 318 ; Stebbing, 1893, pp. 126-127 ; Faxon, 1895, p. 33 ; Studer, 1898, p. 4.

Actaeomorpha pro parte (seulement les diagnoses et descriptions se rapportant à *A. erosa*, *A. punctata* ou *A. alvae*) Haswell, 1882, p. 133 ; Alcock, 1896,

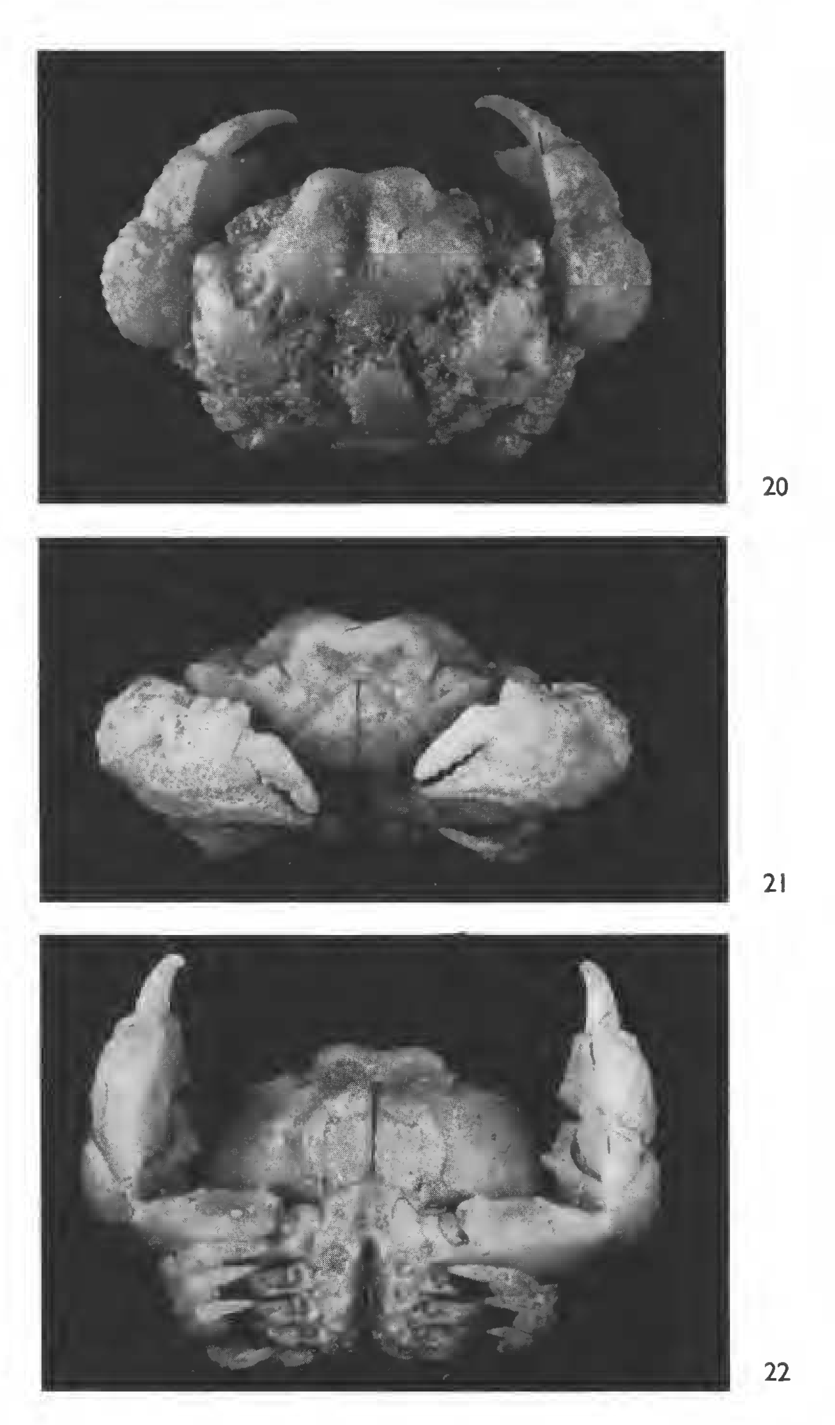


Fig. 20-22. — *Actaeomorpha erosa* Miers, ♂ 23 × 33 mm, Maurice, Carié coll., Bouvier det. : 20, vue dorsale ; 21, vue fronto-buccale ; 22, vue ventrale.

p. 172 ; Ihle, 1918, pp. 208-209, 308 ; Stebbing, 1920, p. 272 ; Edmondson, 1935, p. 19 ; Balss, 1935, p. 117 ; Sakai, 1937, p. 114 ; Barnard, 1950, pp. 360, 361 ; Serène, 1954, pp. 455-464 ; Balss, 1957, p. 1613 ; Tyndale-Biscoe et George, 1962, p. 72 (clef), p. 75.

Espèce-type. — *Actaeomorpha erosa* Miers, 1878.

Historique. Remarques taxonomiques. — Le genre *Actaeomorpha* a été établi en 1878 par Miers pour une petite forme indo-pacifique « à forme d'*Actaea* », *A. erosa.* Actuellement 7-8 espèces lui sont attribuées, ainsi que l'indiquent les récentes études d'Edmondson (1935, pp. 19-22) et de Serène (1954, pp. 455-464).

Dans la diagnose du genre *Actaeomorpha* et la description d'*A. erosa*, qui lui paraît être assurément un Oxystomata, Miers (1878, pp. 184-185, pl. 14) indique les relations probables avec *Oreophorus* et *Spelaeophorus.* Cependant en 1886 (pp. 293-294) il place *Actaeomorpha* non aux côtés de ces deux genres parmi les Leucosiidae, mais dans les Matutidae, sous-famille Hepatinae Stimpson 1871, avec *Hepatus* et *Osachila.* Et plus loin dans le même ouvrage (*ibid.*, p. 318), à propos de *Lithadia* il fait allusion à « *Actaeomorpha* Miers (perhaps = *Osachila* Stimpson) ».

Pour simplifier notre exposé, nous préciserons dès maintenant nos conclusions concernant *Actaeomorpha.* Selon nous, n'appartiennent à ce genre qu'*A. erosa* Miers (l'espèce-type), *A. punctata* Edmondson, 1935, et aussi *A. alvae* Boone, 1934 [1]. Ces trois espèces qui seules sont de véritables *Actaeomorpha* sont à rapprocher d'*Hepatus* et d'*Osachila*, ce qui correspond à l'idée émise par Miers. Par contre, les autres espèces rattachées à *Actaeomorpha* sont des Leucosiidae Ebaliinae comme l'ont cru, pour l'ensemble du genre, la plupart des carcinologistes depuis Miers.

En effet, dans presque tous les travaux postérieurs à Miers le genre *Actaeomorpha* est placé dans les Leucosiidae parmi les Ebaliinae. Cela s'explique par le fait que les auteurs ont surtout considéré les espèces d' « *Actaeomorpha* » ne correspondant pas à la diagnose générique, c'est-à-dire de vrais Ebaliinae proches d'*Oreophorus.* Cependant, même les auteurs qui comme Balss (1935), Sakai (1937) ou Barnard (1950) ont eu entre les mains *A. erosa*, ont regardé ce genre comme étant un Leucosiidae. Et personne ne semble avoir constaté les importantes différences existant au sein même du genre et séparant l'espèce-type, *A. erosa*, des autres espèces telles « *A. aglypha* » Laurie, 1906, « *A. morum* » Alcock, 1896 (cf. Ihle, 1918, pp. 208-211 ; Sakai, 1937, pp. 114-117 ; Edmondson, 1935, pp. 19-22 ; Barnard, 1950, pp. 360, 361 ; Serène, 1954, pp. 455-464). Deux auteurs seulement ont rapproché *Actaeomorpha* d'*Hepatus* et d'*Osachila* : Faxon (1895, p. 33) en effet indique qu'*Actaeomorpha* est étroitement apparentée à *Osachila* ainsi qu'à *Hepatus.* Stebbing (1893, pp. 126, 127) rattache le genre aux Matutidae à l'intérieur desquels *Matuta* se distingue en particulier par l'adaptation des appendices à la nage. Mais

1. Nous n'avons pas examiné *A. alvae.* Le dessin de Boone (1934, pl. 11 : face ventrale) laisse subsister un doute sur la position de cette espèce étant donné que la morphologie de la base des chélipèdes ne semble pas conforme à ce qui existe chez *A. erosa* ; mais nous pensons qu'il s'agit plutôt d'une inexactitude dans le dessin, et qu'*A. alvae* est congénérique d'*A. erosa* et d'*A. punctata* (et peut-être même conspécifique de l'une ou l'autre).

plus tard, STEBBING (1920, pp. 272-273) commettra la même erreur que, parmi ses prédécesseurs, ALCOCK et IHLE, et il incluera *Actaeomorpha* dans les Leucosiidae.

En résumé n'appartiennent à *Actaeomorpha* Miers et ne rentrent dans notre nouvelle division Aethrinae = Hepatinae, que les trois espèces : *A. erosa* Miers, 1879 ; *A. alvae*[1] Boone, 1934 ; et *A. punctata* Edmondson, 1935.

A un genre différent et aux Oxystomata typiques, à savoir aux Leucosiidae Ebaliinae, appartiennent les autres « *Actaeomorpha* ». Nous hésitons à leur donner une appellation générique nouvelle car il est bien possible que ces formes doivent entrer dans le genre *Oreophorus* ou dans l'un de ses sous-genres comme *Tlos* ou *Oreotlos*, ou peut-être encore dans un autre genre déjà connu. Pour l'instant nous les désignerons sous le nom d' « aff. *Oreophorus* ». Ce sont : « *A. sculpta* » Haswell, 1879 ; « *A. morum* » Alcock, 1896 ; « *A. lapillulus* » Alcock, 1896 ; « *A. aglypha aglypha* » Laurie, 1906 ; « *A. aglypha angulata* » Ihle, 1918.

Parmi les importantes différences séparant le genre *Actaeomorpha* (*emend.*) et le genre « aff. *Oreophorus* », nous citons celles-ci :

1) Chez « aff. *Oreophorus* », le dispositif respiratoire est du type rencontré chez les Ebaliinae : en avant des chélipèdes, une portion du bord ptérygostomien se soude avec le sternum[2], ce qui supprime l'orifice afférent normal ainsi que le prolongement externe et l'épipodite de la coxa de mxp3 (fig. 23). En avant de la soudure, le bord ptérygostomien est excavé pour servir de toit à un canal afférent qui a pour plancher l'exopodite de mxp3. L'orifice afférent de ce canal s'ouvre près du front, aux côtés du point où débouche le canal efférent qui a pour toit le plafond plus ou moins rétréci du cadre buccal oxystome, pour plancher l'endopodite de mxp1, et pour protection le basis-ischion et le mérus de mxp3, ce dernier article étant prolongé en avant de l'attache carpienne de son palpe qu'il cache tout entier (cf. fig. 24)[3].

Par contre, chez *Actaeomorpha* (fig. 8, 21, 22), comme chez tous les Aethrinae = Hepatinae, il n'y a pas de soudure sterno-ptérygostomienne, les bords ptérygostomiens étant indépendants du sternum en avant des chélipèdes. De ce fait, l'orifice respiratoire afférent occupe la base des p1 et reçoit le prolongement externe de la coxa de mxp3. Les canaux respiratoires efférents débouchent simplement près du front : ils ont pour toit le plafond rétréci du cadre buccal oxystome et pour plancher l'endopodite de mxp1. Le palpe de mxp3 est complètement caché.

2) Chez « aff. *Oreophorus* », comme chez tous les Leucosiidae, l'orifice sexuel mâle est sternal, alors que chez *Actaeomorpha* les canaux déférents ♂ s'ouvrent sur la coxa de p 5. Chez « aff. *Oreophorus* » l'abdomen ♀ est largement discoïde, du type rencontré chez les Ebaliinae ; par contre, chez

1. Voir la note p. 759.
2. Chez les formes primitives de Philyrinae, comme *Iphiculus* et *Pariphiculus*, la soudure sterno-ptérygostomienne n'est pas réalisée ; néanmoins, le dispositif respiratoire est le même que celui rencontré dans les formes plus évoluées de cette sous-famille.
3. D'après BOUVIER, 1940.

Actaeomorpha l'abdomen ♀ est formé de segments distincts et étroits, et offre une forme triangulaire comparable à celle de l'abdomen ♂.

3) Chez les espèces du genre « aff. *Oreophorus* » (cf. fig. 19), le bord de la carapace est lobulé et une rainure parallèle au bord latéral encercle la carapace. De plus, les régions sont nettement définies par des sillons profonds : sur la face dorsale sont ainsi dessinées deux larges régions branchiales longées par une bordure latérale, une région gastro-cardiaque et une région intestinale. Chez *Actaeomorpha* (fig. 20), le bord antéro-latéral de la carapace n'est pas lobulé ; il est formé de deux parties, la première oblique et la deuxième rectiligne, parallèle à l'axe antéro-postérieur du corps ; la carapace a ainsi une forme octogonale. La face dorsale porte les lobules caractéristiques d'*Osachila*, *Aethra*, et on distingue très nettement les deux grosses élévations submédianes en arrière des orbites, les deux protubérances branchiales et le lobule cardiaque impair. Entre les proéminences, des dépressions en fossettes sont réparties assez irrégulièrement.

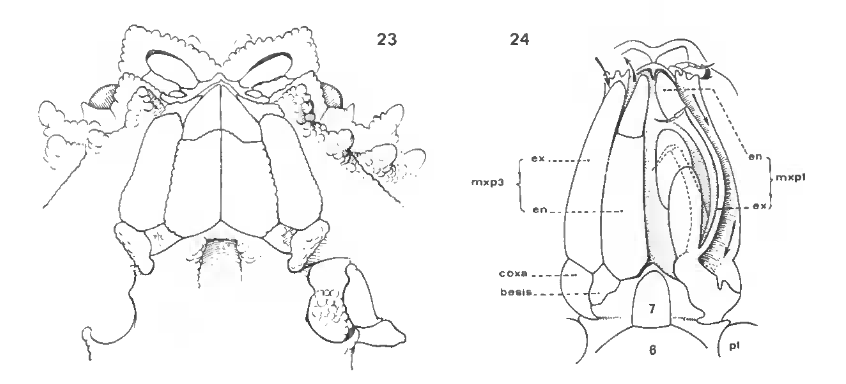


Fig. 23-24. — Dispositif respiratoire chez les Leucosiidae.

23. Région fronto-buccale de *Heteronucia venusta* Nobili, ♂ 2,8 mm de large, Tuamotu, Seurat coll. (× 24).

24. Schéma de la circulation de l'eau chez *Ilia nucleus* (Linné) (d'après Bouvier, 1940, fig. 143.)

Notons qu'il existe chez *Actaeomorpha* (*erosa*) et chez *Oreophorus* (*rugosus*) une ornementation analogue : la surface du test est formée de granules qui sont en réalité des chapeaux de champignons à court pédoncule, et un intervalle traversé de colonnettes (qui sont les pieds des champignons) sépare cette face composite de la vraie face qui est plus profonde (d'après Bouvier, 1915).

4) On peut noter également les différences relatives aux chélipèdes, en particulier à la main, qui chez *Actaeomorpha* est plus large et se prolonge par un doigt fixe très dilaté et plus bombé que chez « aff. *Oreophorus* ».

Nous donnons brièvement ci-dessous les références concernant les trois espèces d'*Actaeomorpha* (*emend*).

Actaeomorpha erosa Miers, 1878

Actaeomorpha erosa Miers, 1878, pp. 184-185, pl. 14, fig. 1-6 ; Australie (Port Curtis). Type : British Museum ; Haswell, 1882, p. 133 ; Chilton, 1911, p. 555 : îles Kermadec ; Bouvier, 1915, p. 47, pl. 6, fig. 3, 4 : île Maurice.

Actaeomorpha erosus, Stebbing, 1920, p. 273, pl. 32 : Natal.

Actaeomorpha erosa, Edmondson, 1925, p. 30 ; île Ocean, Molokai ; 1933, p. 234, fig. 143b : Oahu ; 1935, pp. 19-20 : Hawaï ; 1946, p. 271, fig. 166b ; Balss, 1935, p. 117 : Shark Bay ; Sakai, 1937, p. 114, fig. 12a,b : Japon (Tosa Bay) ; Barnard, 1950, p. 361, fig. 69a,b (spécimen de Stebbing, 1920) ; Serène, 1954, pp. 456-458 : Japon (Tosa Bay) ; Tyndale-Biscoe et George, 1962, p. 76.

Remarques. — Nous avons énuméré toutes les références se rapportant à *A. erosa* sans toutefois vérifier si le ou les spécimens cités sont tout à fait conformes à la description de Miers et sans analyser la variabilité de l'espèce (par exemple l'ornementation des granules couvrant tout l'animal). Nous avons examiné au British Museum l'holotype de cette espèce récolté à Port Curtis : il s'agit non d'un mâle comme l'indique Miers mais d'une femelle, ce qui du reste apparaît bien sur la figure de la face ventrale donnée par Miers (*loc. cit.*, pl. 14, fig. 3).

A. erosa serait une espèce indo-pacifique, coralligène. Sakai (*loc. cit.*) la signale dans les creux des récifs jusqu'à 10-20 mètres. L'apparence rugueuse, érodée, de la carapace rappellerait les morceaux de coraux morts au milieu desquels vit ce Crabe.

Actaeomorpha punctata Edmondson, 1935

Actaeomorpha punctata Edmondson 1935, p. 20, fig. 5a-d, pl. 1, A : Oahu, île Kure, île Christmas. Type : Bishop Museum ; Serène, 1954, pp. 455-458.

Remarques. — D'après Edmondson, *A. punctata* diffère d'*A. erosa* par l'absence des profondes ponctuations qui ornent la carapace et les appendices de l'espèce indo-pacifique.

A. punctata n'est connue que des Hawaï : elle habiterait les anfractuosités de corail mort.

Actaeomorpha alvae Boone 1934

Actaeomorpha alvae Boone, 1934, p. 37, pl. 11 : Iles de la Société (île Raiatea). Type : Vanderbilt Marine Museum.

Remarques. — Connue seulement de la localité-type, en Polynésie orientale, dans un biotope de corail, *A. alvae* se distinguerait par la lobulation de la carapace : selon Boone, le lobule cardiaque ne serait pas saillant comme chez *A. erosa*, mais au contraire plat. Il s'agit là d'un caractère certainement assez variable, mais *A. alvae* semble aussi se séparer d'*A. erosa* par la forme des bords antéro-latéraux qui, au lieu d'être rectilignes, s'écartent au niveau de leur jonction avec les bords latéro-postérieurs.

(*à suivre*)